

## ECOLOGY, BEHAVIOR AND BIONOMICS

# Lepidópteros Folívoros em *Roupala montana* Aubl. (Proteaceae) no Cerrado *Sensu Stricto*

AURORA BENDICHO-LÓPEZ<sup>1</sup>, HELENA C. MORAIS<sup>2</sup>, JOHN D. HAY<sup>2</sup> E IVONE R. DINIZ<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília 70910-900, Brasília, DF

<sup>2</sup>Depto. Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas; <sup>3</sup>Depto. Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas. Univ. de Brasília, 70910-900, Brasília, DF

*Neotropical Entomology* 35(2):182-191 (2006)

### Folivore Caterpillars on *Roupala montana* Aubl. (Proteaceae) in Cerrado *Sensu Stricto*

**ABSTRACT** - Richness of lepidopteran species in the cerrado is high. The confirmation of this richness is based on adult records but knowledge of larvae-host plants interactions is still incipient. The main purpose of this work was to identify folivorous caterpillar species on *Roupala montana* Aubl. in areas of a Brazilian cerrado *sensu stricto*, their dietary range, and the relative age of the consumed leaves richness. Three data sets, collected from 1991 to 2004 were used in this study. All caterpillars found on the host plants in the field were collected and reared in the laboratory. Sixty-two lepidopteran species from 22 families were recorded; they were found feeding on new (8%) and mature (92%) leaves of *R. montana*. *Cerconota sciaphilina* (Zeller) (Elachistidae), two unidentified Gracillariidae species and, one species of Gelechiidae fed only on new leaves. These species showed a short life cycle, which was very synchronized with the host plant foliar phenology. Among the species feeding on mature leaves, 36 were considered polyphagous and, these showed a large variation in the use of the food resource. Twenty-six species were found only on *R. montana*, 58% were very rare, a character that difficults the analysis of their dietary range. The monophagous species on *R. montana* were: *Chlamydastis platyspora* (Meyrick) (Elachistidae), *Stenoma cathosiota* Meyrick (Elachistidae), *Idalus prop. sublineata* (Rothschild) (Arctiidae), and *Eomichla* sp. (Oecophoridae).

**KEY WORDS:** *Chlamydastis platyspora*, dietary range, *Eomichla*, *Idalus*, *Stenoma cathosiota*

**RESUMO** - No cerrado a riqueza de espécies de lepidópteros é alta e confirmada por registros de adultos, mas o conhecimento sobre as interações das lagartas com suas plantas hospedeiras ainda é incipiente. Os objetivos deste trabalho foram conhecer a riqueza de espécies de lepidópteros folívoros em *Roupala montana* Abl., a idade relativa das folhas consumidas pelas espécies e suas amplitudes de dietas. Os dados foram coletados em áreas de cerrado *sensu stricto* de Brasília de 1991 a 2004. As lagartas encontradas foram coletadas e criadas no laboratório. Foram registradas 62 espécies de lepidópteros de 22 famílias, consumindo folhas jovens (8%) e maduras (92%) de *R. montana*. *Cerconota sciaphilina* (Zeller) (Elachistidae), duas espécies de Gracillariidae e uma de Gelechiidae consumiram somente folhas jovens e, apresentaram ciclo de vida curto e sincronizado com a fenologia foliar da planta hospedeira. Das espécies que consomem folhas maduras, 36 foram consideradas polífagas e mostraram variação muito grande na utilização do recurso. Vinte e seis espécies foram encontradas somente em *R. montana*, sendo que 58% delas são bastante raras, o que dificulta análise de amplitude de dieta. As espécies monófagas em *R. montana* foram *Chlamydastis platyspora* (Meyrick) (Elachistidae), *Stenoma cathosiota* Meyrick (Elachistidae), *Idalus prop. sublineata* (Rothschild) (Arctiidae) e *Eomichla* sp. (Oecophoridae).

**PALAVRAS-CHAVE:** Amplitude de dieta, *Chlamydastis platyspora*, *Eomichla*, *Idalus*, *Stenoma cathosiota*

Os lepidópteros constituem comunidades de herbívoros muito importantes nas regiões tropicais. Embora existam bons levantamentos de adultos de lepidópteros no cerrado, com evidências de alta diversidade (Brown & Mielke 1967, Camargo & Becker 1999), as lagartas são pouco coletadas, tanto intensivamente quanto extensivamente. Na década de 90 alguns estudos sobre as relações entre lagartas de Lepidoptera e suas plantas hospedeiras foram iniciados no cerrado dos arredores de Brasília, DF. Os resultados dos registros de riqueza e abundância de lagartas de lepidópteros em plantas do cerrado em comparação com os de uma área de savana temperada (Arizona, USA) mostraram que no cerrado a riqueza de lagartas foi de duas a três vezes maior, a abundância 11 vezes menor e o número de plantas com, pelo menos uma lagarta foi quatro vezes menor (12% para o cerrado e 49% para a savana temperada) (Price *et al.* 1995).

As características citadas acima repetiram-se para as associações de lagartas em cerca de 80 plantas hospedeiras estudadas no cerrado de Brasília, evidenciando padrões para esse grupo como: alta riqueza de espécies, baixa abundância (número de larvas) e, também, uma baixa frequência de lagartas nas plantas hospedeiras disponíveis (Andrade *et al.* 1995, Price *et al.* 1995, Morais *et al.* 1996, Diniz & Morais 1997, Diniz *et al.* 1999, Marquis *et al.* 2002). Outro padrão já detectado é a ocorrência do pico de abundância das lagartas na primeira metade da estação seca (maio a junho), quando a pluviosidade é bastante baixa e bem antes do pico de produção de folhas no cerrado que ocorre entre setembro e novembro (Morais *et al.* 1999, Marquis *et al.* 2002).

No cerrado, 64% das espécies de lagartas apresentaram especificidade ao hospedeiro, consumindo apenas plantas da mesma família (Marquis *et al.* 2002). Esse nível de monofagia e ou oligofagia, embora alto, ainda é mais baixo do que o registrado para insetos herbívoros mastigadores nas florestas de Panamá (85%) (Barone 1998), para lepidópteros em Costa Rica (90%) (Janzen 1988) e mais alto para os herbívoros mastigadores de um conjunto de plantas da floresta úmida em Papua-Nova Guiné (54%) (Basset 1996), para os herbívoros mastigadores e sugadores de uma espécie de árvore na floresta tropical chuvosa de Queensland na Austrália (11%) (Basset 1992) e para os Membracidae nas plantas de cerrado, em São Paulo (31%) (Lopes 1995).

Há vários conceitos encontrados na literatura sobre os termos utilizados na determinação da amplitude de dieta mono, oligo e polifagia. Futuyma (1976) e Slansky (1976) consideraram monófagas ou oligófagas as espécies de lepidópteros que se alimentam de plantas com defesas qualitativas (toxinas) e como polífagas aquelas que exploram plantas com defesas quantitativas (reduzidores de digestibilidade). Cates (1980) associou a amplitude da dieta dos herbívoros com a idade da folha, sugerindo que os herbívoros especialistas mostram preferência pelas folhas novas, enquanto que as espécies polífagas utilizariam as mais velhas, com poucos nutrientes e com baixa concentração de defesas químicas e, ainda, nas estratégias de exploração de recursos pelos insetos (Glasser 1984).

Faltam dados na literatura sobre defesas químicas das

plantas do cerrado e sobre a biologia da maioria das espécies de lagartas. Por essa razão e para facilitar as comparações, este trabalho se atém a conceituar como monófagas as espécies de lagartas restritas a uma única espécie de planta hospedeira e polífagas aquelas que consomem plantas de várias famílias como usado, por exemplo, por Basset (1992), Barone (1998) e Novotny *et al.* (2002).

Embora os estudos no cerrado tenham avançado, permitindo o estabelecimento de padrões com relação às interações planta-herbívoro, existem ainda perguntas básicas que permanecem sem respostas (Marquis *et al.* 2002), principalmente devido ao desconhecimento da biologia e história natural da maioria das espécies de lagartas. Vários estudos sugerem que os padrões de riqueza de insetos podem ser melhor explicados, mediante pesquisas em escalas menores e que mais dados são necessários sobre as variações na riqueza e na abundância de espécies de uma única espécie de planta (Lawton 1983, Straw & Ludlow 1994).

Os objetivos do presente trabalho foram identificar as espécies de larvas de lepidópteros em *Roupala montana* Aubl. e determinar suas amplitudes de dietas caracterizando as espécies monófagas e polífagas e suas relações com o tipo de recurso utilizado (folha nova ou madura).

## Material e Métodos

**A planta hospedeira.** *R. montana* é amplamente distribuída nos cerrados do Brasil, sendo encontrada desde a APA de Curiaú, Amapá (00°20'N 51°03'W) até Jaguaraiá no Paraná (24°09'S 50°18'W) (Ratter *et al.* 2000), ocorrendo principalmente no cerrado *sensu stricto* (Ratter 1986, Felfili & Abreu 1999). Alguns autores consideram *R. montana* uma espécie sempre-verde (Franco 1998) devido à assincronia na fenologia foliar entre os indivíduos da população, havendo sempre produção e perda de folhas ao longo do ano. Outros a consideram semidecídua, dada a perda total das folhas e à permanência, por um curto período, de indivíduos desfolhados antes do pico de produção de folhas, que ocorre entre setembro e novembro (Morais *et al.* 1995). *R. montana* possui folhas pecioladas, elípticas, inteiras ou dentadas, de até 18 cm de comprimento. As folhas novas apresentam indumento piloso em ambas as superfícies que vão se destacando com a maturidade foliar. Assim, as folhas velhas tornam-se luzidias na face adaxial e opacas na abaxial (Corrêa 1984, Joly 1993).

**Áreas de estudo.** O trabalho foi desenvolvido no cerrado *sensu stricto* (Oliveira-Filho & Ratter 2002) de Brasília, DF, principalmente nas áreas de proteção ambiental denominada (APA) Gama-Cabeça do Veado (15°55'S; 47°51'W), de 1.000 m a 1.100 m de altitude. Possui vegetação composta por diferentes fisionomias (Eiten 1984, Ratter 1986), ocupa aproximadamente 10.000 ha e inclui o Jardim Botânico de Brasília, a Reserva Biológica do Instituto de Geografia e Estatística (IBGE) e a Fazenda "Água Limpa" (FAL) da Universidade de Brasília. A região apresenta temperatura média anual de 21,1°C e precipitação anual de 1.570 mm, com marcada sazonalidade climática apresentando uma estação seca bem marcada de maio a

setembro (dados da Estação Meteorológica do IBGE; [www.recor.org.br](http://www.recor.org.br)).

**Procedimento.** Com o propósito de obter maiores informações sobre as espécies de lepidópteros que consomem as folhas de *R. montana* no cerrado do Distrito Federal, foram utilizados três conjuntos de dados. O primeiro oriundo de levantamentos de lagartas no período compreendido entre 1991 e 1998 (parte já publicada em Diniz et al. 2001) e inclui informações de lagartas do cerrado em cerca de 80 espécies de plantas hospedeiras. Nesse período, 15 indivíduos de cada espécie de planta foram vistoriados semanalmente durante pelo menos um ano. Os registros foram efetuados, principalmente na FAL (80%), mas também foram realizados na Reserva Ecológica do IBGE (15%), Parque Nacional de Brasília (2%), Jardim Botânico de Brasília (2%), CPAC (EMBRAPA) (0,5%) e no Centro Olímpico da UnB (0,5%). Esse conjunto de dados foi utilizado também para a classificação das lagartas em monófagas (restritas localmente a *R. montana*) ou polífagas.

Os segundo e terceiro conjuntos de dados foram obtidos exclusivamente em *R. montana*, com ênfase nas espécies monófagas. O segundo conjunto foi obtido de novembro de 1999 a outubro de 2000, na FAL, em uma área de aproximadamente 4 ha, dividida em sub-áreas, amostrando por mês, em rodízio, entre 300 a 400 indivíduos de *R. montana* à procura de lagartas de lepidópteros.

O terceiro conjunto foi obtido na mesma área do anterior, no período de março de 2002 a maio de 2004, com vistorias mensais em 300 plantas. Nesse período foi anotada, também, a idade relativa da folha consumida pelas lagartas: folhas novas (n) onde foram incluídas as gemas foliares, as folhas em expansão e as recém-expandidas com toda a lâmina foliar coberta por tricomas mas que ainda não tinham atingido a dureza da folha madura; folhas maduras (m) foram consideradas aquelas mais coriáceas e que já tinham iniciado a perda dos tricomas em até 25% da lâmina foliar. Todas as plantas e suas lagartas foram monitoradas para avaliar a fenologia foliar e o tipo de recurso (folha nova ou madura) utilizado pelos lepidópteros. Além disso, 100 gemas foliares foram marcadas e monitoradas em 10 plantas com o propósito de verificar a duração, em meses, das folhas novas e maduras em *R. montana*.

As lagartas encontradas foram coletadas, transportadas para o laboratório, criadas em potes plásticos, sem controle ambiental de temperatura e umidade, e tendo como alimento as folhas novas ou maduras da planta hospedeira, de acordo com o observado no campo. Todos os adultos emergidos no laboratório foram montados a seco, identificados por especialistas e depositados na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília.

## Resultados

Dos três conjuntos de dados analisados (n = 14.040 censos em *R. montana*) foram registradas 62 espécies, pertencentes a 22 famílias de lepidópteros em *R. montana* (Tabelas 1 e 2). As famílias de Lepidoptera com maior riqueza de espécies foram: Megalopygidae (sete), Saturniidae

(sete), Gelechiidae (seis), Oecophoridae (cinco), Riodinidae (cinco), Arctiidae (quatro), Elachistidae (quatro) e Lasiocampidae (três) e as restantes (n = 14) foram representadas por duas ou apenas uma espécie. Embora alta, a riqueza de espécies (62) poderia ter sido maior, já que os resultados são baseados somente nos registros de adultos emergidos no laboratório, não considerando algumas lagartas que foram coletadas e morreram devido a parasitoides e outras causas e, que poderiam ser de espécies diferentes daquelas citadas aqui.

Foram coletadas 1.887 lagartas em *R. montana*, sendo 1.416 (75%) pertencentes a somente três espécies consideradas monófagas. A análise das datas de coletas no campo de um grupo de 558 lagartas em *R. montana* mostrou que o pico de abundância ocorreu em junho. Nesse período, correspondente à estação seca (maio a setembro), foram coletadas 347 lagartas enquanto na estação chuvosa foram coletadas 211 (outubro a abril) (Fig. 1).

Em relação à amplitude de dieta, as espécies (n = 62) foram divididas em dois grupos: o primeiro composto por 36 espécies polífagas (58%) e o segundo formado por quatro espécies monófagas (Tabela 1). As espécies restantes (n = 22) constituem o grupo de espécies raras (um a cinco indivíduos) e que não foram utilizadas nas análises de dieta (Tabela 2). As espécies polífagas que ocorreram em *R. montana* já foram encontradas entre duas a 18 famílias de plantas. As de maior amplitude de dieta foram *Fregela semiluna* (Walker) (Arctiidae), *Megalopyge albicollis* (Walker) (Megalopygidae) e *Platynota rostrana* (Walker) (Tortricidae). Dentre as espécies polífagas as mais comuns em *R. montana* foram *Apodemia paucipuncta* Spitz (Riodinidae) e *Semyra incisa* (Walker) (Limacodidae) (Tabela 3).

As espécies monófagas em *R. montana*, na região dos cerrados no Distrito Federal foram: *Chlamydastis platyspora* Meyrick (Elachistidae); *Eomichla* sp. (Oecophoridae); *Idalus* prop. *sublineata* (Rothschild) (Arctiidae) e *Stenoma cathosiota* Meyrick (Elachistidae) (Tabela 1).

O recurso folha madura (m) foi utilizado por 57 espécies de lagartas de lepidópteros (92%). Essas espécies utilizaram o recurso já danificado por outros lepidópteros e fungos e tiveram estratégias comportamentais variadas, com ciclos de vida mais demorados do que as espécies consumidoras de folhas novas. A maioria das larvas de *C. platyspora* consumiu folhas maduras, com idades que oscilaram entre um mês e cinco meses de idade mas, ocasionalmente, utilizaram folhas mais velhas, de até 12 meses de idade. As folhas novas de *R. montana* foram consumidas por somente cinco das espécies registradas: *Cerconota sciaphilina* (Zeller) (Elachistidae) e quatro espécies cujos adultos não foram identificados, duas de Gracillariidae, uma de Gelechiidae e outra de Yponomeutidae, que terminaram seus ciclos antes que a folha se tornasse madura. Folhas novas de *R. montana* alcançam a maturidade em aproximadamente um mês, sendo um recurso efêmero e, a partir desse momento, as folhas maduras tornam-se o recurso mais disponível e duradouro (2 a 12 meses).

Na ausência de qualquer informação sobre os lepidópteros de *R. montana* foram incluídas observações do

Tabela 1. Famílias e espécies de lepidópteros criados em condições de laboratório em *R. montana* e em outras espécies de plantas hospedeiras (Diniz *et al.* 2001). n = folha nova, m = folha madura; M = espécie monófaga; P = espécie polífaga

Famílias	Espécies	N. total de adultos	Plantas hospedeiras		Amplitude de dieta	
			Idade da folha consumida	N. de espécies	M	P
Apotelodidae	<i>Apatelodes pandarioides</i> Schaus	4	m	4		X
Arctiidae	<i>Idalus</i> prop. <i>sublineata</i> (Rothschild)	8	m	1	X	
	<i>Fregela semiluna</i> (Walker)	48	m	33		X
	<i>Pseudalus limonia</i> Schaus	5	m	4		X
Dalceridae	<i>Acraga ochracea</i> (Walker)	7	m	4		X
	<i>Acraga</i> sp.	14	m	3		X
Elachistidae	<i>Cerconota sciaphilina</i> (Zeller)	6	n	2		X
	<i>Chlamydastis platyspora</i> (Meyrick)	30	m	1	X	
	<i>Stenoma cathosiota</i> Meyrick	50	m	1	X	
	<i>Stenoma ferrocanela</i> (Walker)	4	m	3		X
Geometridae	Geometridae sp.	12	m	5		X
Lasiocampidae	<i>Tolyte</i> prop. <i>innocens</i> (Burmeister)	12	m	8		X
Limacodidae	<i>Phobetrion hipparchia</i> (Cramer)	24	m	14		X
	<i>Semyra incisa</i> (Walker)	24	m	11		X
Lymantriidae	<i>Caviria</i> sp.	14	m	10		X
Megalopygidae	<i>Megalopyge albicollis</i> (Walker)	69	m	24		X
	<i>Megalopyge</i> sp. 2	15	m	9		X
	<i>Norape</i> sp.	11	m	8		X
	<i>Podalia albescens</i> (Schaus)	8	m	5		X
	<i>Podalia walkeri</i> (Berg)	2	m	2		X
	<i>Proterocladia roseata</i> (Hopp)	2	m	2		X
Noctuidae	<i>Tautobriga glaucopis</i> Hampson	2	m	2		X
Oecophoridae	<i>Eomichla</i> sp.	7	m	1	X	
	<i>Inga ancorata</i> (Walsingham)	63	m	3		X
	<i>Inga encamina</i> (Meyrick12)	25	m	8		X
	<i>Inga haemataula</i> (Meyrick)	102	m	20		X
	<i>Inga phaeocrossa</i> (Meyrick)	129	m	24		X
Psychidae	<i>Oiketicus kirbyi</i> Guilding	7	m	7		X
Pyalidae	<i>Carthara abrupta</i> (Zeller)	12	m	4		X
Riodinidae	<i>Apodemia paucipuncta</i> Spitz	29	m	12		X
	<i>Audre</i> sp.	6	m	3		X
	<i>Emesis russula</i> Stichel	25	m	17		X
Saturniidae	<i>Automeris bilinea</i> (Walker)	11	m	8		X
	<i>Dirphiopsis trisignata</i> (R. Felder & Rogenhofer)	3	m	3		X

Continua



Tabela 1. Continuação

Famílias	Espécies	N. total de adultos	Plantas hospedeiras		Amplitude de dieta	
			Idade da folha consumida	N. de espécies	M	P
	<i>Eacles lemairei</i> Rego-Barros & Tangerini	3	m	2		X
	<i>Hylesia schuessleri</i> Strand	78	m	23		X
	<i>Hyperchiria orodina</i> (Schaus)	7	m	3		X
	<i>Pseudautomeris brasiliensis</i> (Walker)	6	m	5		X
	<i>Pseudautomeris lata</i> (Conte)	2	m	2		X
Tortricidae	<i>Platynota rostrana</i> (Walker)	56	m	29		X
Total	16	40	942		4	36

comportamento das três espécies minadoras e a folívora externa, *C. sciaphilina*, que mostraram tendência sazonal ligada ao recurso “folha nova”. Infelizmente não há observações detalhadas em relação à espécie de Yponomeutidae. Sobre as espécies monófagas, a biologia de *C. platyspora* já é conhecida (Bendicho-López *et al.* 2003, Bendicho-López & Diniz, 2004) e, as outras espécies serão objeto de trabalhos futuros.

***C. sciaphilina*.** As lagartas, registradas em agosto e novembro, constroem abrigos juntando folhas presas por fios de seda. Nos primeiros ínstaras as larvas apresentaram a cabeça marrom escura, o tegumento amarelo-esverdeado, tonalidade propiciada pela alimentação e consomem tecido meristemático do primórdio foliar tanto apical como axilar. As larvas de último ínstar apresentam o tegumento marrom e alcançam, aproximadamente 15 mm de comprimento (conservadas em álcool) e consomem folhas novas em expansão. O desenvolvimento da pupa ocorre dentro do abrigo. A fêmea adulta apresenta 10 mm de comprimento de asa direita. A espécie é polífaga sendo registrada em *Eriothea pubescens* (Mart. & Zucc.) (Bombacaceae) (Diniz *et al.* 2001). A população de larvas sofreu ataque severo de parasitóides que não foram identificados e nem quantificados.

**Gracillariidae sp. 1.** A lagarta é minadora e apresenta desenvolvimento hipermetamórfico, sendo registrada em maio e setembro. A mina ocorre na superfície adaxial próximo à metade da folha, como um túnel bem fino atravessando de uma borda à outra e voltando com a mesma trajetória, mas, em sentido oposto alcançando a borda e avançando para o ápice da folha onde se amplia bruscamente, ocupando totalmente a lâmina foliar próximo ao ápice. O dano é observado em ambas as superfícies foliares. Entre a mina de serpentina e a de mancha existe uma separação de aproximadamente 1mm onde a folha apresenta cor verde mais clara.

A lagarta apresenta o tegumento amarelo-claro, corpo achatado nos primeiros ínstaras e cilíndrico nos últimos,

alcançando 6 mm de comprimento (conservada em álcool). A fêmea adulta apresenta 4 mm de comprimento de asa direita. O desenvolvimento larval é mais lento nos primeiros ínstaras que nos últimos. Na fase de pré-pupa ela deixa a mina e se posiciona sobre a nervura principal, bem próximo ao ápice ou ao pecíolo de outra folha, onde tece um casulo ovalado, de aproximadamente 8 mm de comprimento e 3 mm de largura na parte mais larga. A população de lagartas sofreu ataque severo de parasitóides, os quais não foram identificados e nem quantificados.

**Gracillariidae sp. 2.** A lagarta é minadora, sendo registrada em setembro e outubro. A mina se inicia na segunda metade distal da folha, próximo à nervura principal, estendendo-se até alcançar a borda próximo ao ápice. A trajetória do túnel pode ser observada nas duas superfícies foliares quando a folha está mais desenvolvida. Nos primeiros ínstaras a lagarta apresenta o corpo achatado, o tegumento amarelo claro e a cabeça marrom-escuro. No último ínstar o corpo torna-se cilíndrico e alcança o comprimento de 3 mm (conservada em álcool), permanecendo na lâmina foliar, entre as duas epidermes e tecendo a câmara pupal no interior da mina, diferente de Gracillariidae sp.1. A asa direita da fêmea adulta atinge 2 mm de comprimento. A população de lagartas foi atacada em alta proporção por parasitóides que não foram identificados e nem quantificados.

**Gelechiidae sp.** A lagarta minadora foi registrada em fevereiro, agosto e setembro. A mina se inicia como um ponto marrom na superfície abaxial, geralmente próximo à borda apical e, à medida que cresce transforma-se no tipo mancha. A partir desse momento a mina pode ser observada também, na face abaxial da folha. A lagarta recobre o interior da mina com uma fina camada de seda a qual, às vezes, é perfurada, para descarte das fezes depositadas em determinado ponto da mina. Após a limpeza, a lagarta tampa o orifício com fios de seda. Quando mais desenvolvida, a lagarta abandona a mina, perfurando a superfície abaxial da folha e, logo após, na borda de outra folha, faz dois cortes em forma de meia lua, ligeiramente distanciados um do

Tabela 2. Famílias e espécies raras de lepidópteros criados em condições de laboratório em *R. montana*; n = folha nova, m = folha madura

Famílias	Espécies	No. de adultos	Idade da folha
Acrolepiidae	<i>Acrolepiopsis</i> sp.	3	m
Arctiidae	<i>Idalus flavicostalis</i> (Rothschild)	1	m
Gelechiidae	<i>Compsolechia</i> sp.	1	m
	Gen. n. sp. n. V.O. Becker	2	m
	Gelechiidae sp. 1	5	n
	Gelechiidae sp. 2	2	m
	Gelechiidae sp. 3	1	m
	<i>Recurvaria</i> sp.	1	m
Geometridae	<i>Synchlora gerularia</i> (Hübner)	1	m
Gracillariidae	<i>Gracillariidae</i> sp. 1	2	n
	<i>Gracillariidae</i> sp. 2	2	n
Lasiocampidae	<i>Euglyphis</i> sp.	5	m
	<i>Euglyphis talma</i> (Schaus)	1	m
Megalopygidae	<i>Edebessa purens</i> Walker	1	m
Mimallonidae	<i>Lacosoma valera</i> (Schaus)	1	m
Notodontidae	<i>Eustema opaca</i> Schaus	1	m
	<i>Eustema</i> sp.	1	m
Psychidae	<i>Animula</i> sp.	1	m
Riodinidae	<i>Audre hippodice</i> Godman	3	m
	<i>Ematurgina axena</i> Hewitson	1	m
Tortricidae	<i>Crociosema</i> sp.	1	m
Yponomeutidae	Yponomeutidae sp.	1	n
Total	13	22	38

outro; dobra a parte cortada da folha e prende-a com fio de seda à superfície abaxial, onde permanece no interior desse abrigo raspando a epiderme para se alimentar. No último instar a lagarta junta, com fios de seda, a borda do pedaço de folha com a lâmina foliar, recobrando o interior com uma fina camada de seda, onde a pupa se desenvolve.

A lagarta nos primeiros instares apresenta o corpo achatado, tegumento amarelo claro e a cabeça marrom escura. No último instar o corpo torna-se cilíndrico e alcança 11 mm de comprimento (conservada em álcool). A asa direita da fêmea adulta apresenta 6 mm de comprimento. A espécie no estágio de pupa foi intensamente parasitada por um himenóptero Chalcididae.

### Discussão

Em trabalho recente, Basset & Novotny (1999) afirmaram que o número de insetos herbívoros suportados por espécies de plantas tropicais é alto e desconhecido. Entretanto, há dados para algumas espécies de plantas de

ambientes tropicais e temperados. Para quatro espécies comuns de plantas na floresta decídua de Ohio, USA, foram observadas de 22 a 43 espécies de larvas (Summerville *et al.* 2003). Em 15 espécies de *Ficus*, em Papua-Nova Guiné, o número de espécies de Lepidoptera por espécie de planta variou de 15 a 41 (Basset & Novotny 1999). Para o cerrado, a média de espécies de larvas por planta hospedeira é 19 (mediana = 28), com grande oscilação na amplitude variando entre quatro e 53 espécies. Em comparação, *R. montana* sustenta uma fauna bastante rica em espécies. Tanto nas regiões temperadas como nas tropicais sugere-se que poucas espécies de herbívoros são abundantes e que não há qualquer espécie de planta que não seja atacada por herbívoros (Coley & Barone 1996). *R. montana* apresenta poucas espécies monófagas e estas são as mais abundantes e, ainda, um grande número de espécies raras.

Os resultados específicos para a fauna de Lepidoptera encontrada e criada em *R. montana*, corroboram alguns padrões obtidos anteriormente para o cerrado como maior abundância de larvas na primeira metade da estação seca

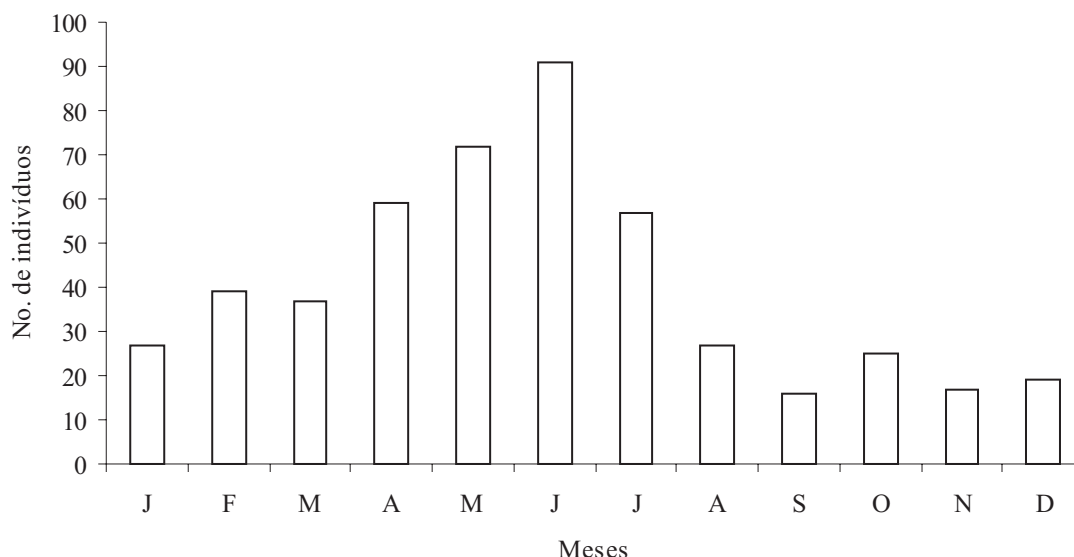


Figura 1. Distribuição temporal das lagartas no campo em *R. montana* baseada nas datas de coleta de um grupo cujos adultos de lepidópteros emergiram no laboratório.

(Morais *et al.* 1999) (Fig. 1). Uma das hipóteses que explicam esse padrão sazonal é o efeito dos inimigos naturais que restringe a reprodução do herbívoro aos períodos livres de inimigos (Lawton 1986). Os inimigos naturais parecem restringir as mariposas como Sphingidae e Saturniidae a uma única geração, que ocorre durante a estação chuvosa na floresta seca de Costa Rica (Janzen 1993). Entretanto, poucos experimentos têm demonstrado essa hipótese apesar de alguns grupos de herbívoros mostrarem padrão de sazonalidade consistente com elas (Janzen 1984, Morais *et al.* 1999). Entre outras hipóteses sugeridas na literatura para explicar as variações na abundância das espécies que ocorrem durante o ano, está o estresse causado pelo déficit de alimento. Também as condições ambientais instáveis durante o desenvolvimento do herbívoro podem desencadear uma série de estratégias e adaptações tais como dormência, diapausa e migração (Denlinger 1980, Wolda 1988, Braithwaite 1991).

*R. montana* é uma espécie bastante comum no cerrado (Ratter 1986) mas, mesmo assim, a ocupação das plantas pelas larvas ocorre em baixa proporção. As folhas novas que são mais nutritivas estão disponíveis somente durante um mês ou pouco mais, seis a sete semanas e os indivíduos com folhas recém-maduras e velhas concomitantemente são raros e constituem o recurso preferencial da lagarta monófaga *C. platyspora* (Bendicho-López *et al.* 2003). Assim, sugere-se que tanto a qualidade do alimento, os inimigos naturais como também as condições ambientais são fatores que podem explicar a abundância das larvas nas plantas hospedeiras. A espécie bivoltina da mariposa *C. platyspora*, por exemplo, apresenta desenvolvimento larval mais rápido e população menor, no campo, na geração que ocorre na estação chuvosa em comparação com a que ocorre na seca (Bendicho-López *et al.* 2003). A espécie *Eomichla* sp. apresenta diapausa em condições de estresse ambiental, como a longa seca do cerrado. Portanto, há evidências do

efeito marcante das condições ambientais nas oscilações da abundância e na riqueza das larvas. Variações sazonais climáticas têm efeitos diretos e indiretos nos insetos porque influencia a disponibilidade do recurso e um deles pode ser o desenvolvimento larval mais lento na estação seca e/ou indução da diapausa em algumas espécies (Martins & Barbeitos 2000, Hopkins & Memmott 2003).

As folhas de diferentes idades apresentam variações nas características nutricionais e químicas (Ernest 1989). As folhas novas de *R. montana* exibem parênquima paliçádico em ambas as superfícies, abaxial e adaxial, característica anatômica que diferencia as Proteaceae da maioria das famílias de plantas (Pielou 1979), o que pode favorecer a herbivoria principalmente de espécies com hábitos endófagos (Auerbach & Strong 1981). Entretanto, os registros de espécies de lepidópteros que utilizaram as folhas novas de *R. montana*, consumindo os tecidos paliçádicos e/ou meristemáticos (minadores) foram poucos e mostraram ciclos de curta duração e estratégias de vida variadas acompanhando a fenologia foliar da planta hospedeira. Para essas espécies especializadas num recurso tão efêmero, sincronizar suas fenologias com a da planta hospedeira é muito importante na sobrevivência e manutenção das populações (Breedlove & Ehrlich 1972, Thompson 1983, Jordano *et al.* 1990). Por outro lado, quatro tipos de minadores foram registrados em *R. montana* em área de cerrado acidentalmente queimado na FAL e, nesse caso, suas abundâncias foram maiores (Smith 1995, Marini-Filho 2000).

O grau de especificidade na dieta de insetos herbívoros pode variar entre plantas hospedeiras com diferentes formas de crescimento (Odegaard 2000), com o número de espécies de plantas de um mesmo gênero presentes na região (Moran *et al.* 1994, Novotny *et al.* 2002) e entre ordens de insetos (Barone 1998, Odegaard *et al.* 2000, Novotny *et al.* 2002).

O baixo número de espécies com dieta restrita em *R.*

Tabela 3 Número de adultos ( $n > 12$ ) das 17 espécies polífagas que emergiram no laboratório em *R. montana* e em outras espécies hospedeiras, com os principais gêneros de plantas utilizadas.

Espécies	Adultos		N. de fam. de plantas	Gêneros mais comuns de hospedeiros
	<i>R. montana</i>	Outras plantas		
<i>Apodemia paucipuncta</i> Spitz	7	29	8	<i>Roupala</i> , <i>Ouratea</i> , <i>Qualea</i>
<i>Automeris bilinea</i> (Walker)	3	11	6	<i>Erythroxylum</i> , <i>Roupala</i>
<i>Carthara abrupta</i> (Zeller)	1	12	4	<i>Erythroxylum</i>
<i>Caviria</i> sp.	4	14	8	<i>Qualea</i> , <i>Roupala</i>
<i>Emesis russula</i> Stichel	2	25	15	<i>Erythroxylum</i> , <i>Byrsonima</i>
<i>Fregela semiluna</i> (Walker)	10	48	18	<i>Erythroxylum</i> , <i>Byrsonima</i> , <i>Ouratea</i>
<i>Hylesia schuessleri</i> Strand	1	78	13	<i>Erythroxylum</i> , <i>Pouteria</i> , <i>Casearia</i>
<i>Inga encamina</i> (Meyrick)	1	25	8	<i>Ouratea</i> , <i>Rourea</i>
<i>Inga haemataula</i> (Meyrick)	5	102	13	<i>Diospyros</i> , <i>Byrsonima</i> , <i>Acosmium</i>
<i>Inga phaeocrossa</i> (Meyrick)	3	129	14	<i>Diospyros</i> , <i>Byrsonima</i>
<i>Megalopyge albicollis</i> (Walker)	22	69	24	<i>Chomelia</i> , <i>Erythroxylum</i> , <i>Roupala</i>
<i>Megalopyge</i> sp. 2	1	15	8	<i>Qualea</i> , <i>Erythroxylum</i> , <i>Caryocar</i>
<i>Norape</i> sp.	1	11	8	<i>Caryocar</i> , <i>Rourea</i>
<i>Phobetron hipparchia</i> (Cramer)	3	24	12	<i>Rourea</i> , <i>Erythroxylum</i> , <i>Roupala</i>
<i>Platynota rostrana</i> (Walker)	1	56	17	<i>Qualea</i> , <i>Erythroxylum</i> , <i>Maprounea</i>
<i>Semyra incisa</i> (Walker)	9	24	8	<i>Roupala</i> , <i>Erythroxylum</i> , <i>Caryocar</i>
<i>Tolyte</i> prop. <i>innocens</i> (Burmeister)	1	12	7	<i>Byrsonima</i> , <i>Qualea</i>

*montana* (7% da fauna) e o elevado número de espécies polífagas não concordam com os argumentos presentes na literatura (p. ex., Moran *et al.* 1994, Novotny *et al.* 2002). No bioma Cerrado, Proteaceae está representada por apenas quatro espécies de *Roupala* e cinco de *Euplassa* (Mendonça *et al.* 1998) e no Distrito Federal está representada por somente três espécies: duas de *Roupala* (*R. brasiliensis* Klotzsch e *R. pohlii* Meisn.) e uma de *Euplassa* (*E. inaequalis* (Pohl) Engl.) (Cavalcanti & Ramos 2001). Esse baixo número de espécies de proteáceas levaria à expectativa de uma alta proporção insetos herbívoros especialistas em *R. montana*.

As espécies monófagas, *C. platyspora*, *Eomichla* sp., *S. cathosiota* e *Idalus* prop. *sublineata* foram as mais abundantes em *R. montana*. As três primeiras espécies são estenomatíneos e, portanto, mais aparentadas. A quarta espécie apresenta estratégias de vida bastante diferentes das três primeiras. Exceto *C. platyspora* (Bendicho-López *et al.* 2003, Bendicho-López & Diniz 2004), as outras três espécies não foram estudadas. As espécies monófagas são

elementos mais notáveis da comunidade e assim, estudos detalhados dessas espécies são importantes, devido à sua abundância e aos maiores danos ocasionados nas plantas hospedeiras. Além disso, conhecer as proporções de espécies monófagas por planta hospedeira é primordial nas estimativas de biodiversidade de herbívoros e pode oferecer subsídios nos planejamentos de conservação. Duas décadas de estudos (Novotny *et al.* 2002) ainda não foram suficientes para fazer a predição se os herbívoros tropicais são dominados por especialistas ou generalistas e isso impede nosso conhecimento sobre coexistência de espécies em ambientes como o cerrado, por exemplo. A determinação da amplitude de dieta dos lepidópteros encontrados em *R. montana* só foi possível pela existência de um banco de dados que vem sendo construído ao longo de 15 anos, com cerca de 80 plantas hospedeiras acompanhadas no campo por um ano e envolvendo a criação de imaturos no laboratório até a emergência de adultos. Entretanto, ainda temos dificuldades devido à ocorrência nos trópicos de grande número de espécies raras que impossibilitam análises de amplitude de



dieta (Price *et al.* 1995, Diniz & Morais 1997, Marquis *et al.* 2002). Tais problemas somente serão solucionados com o aumento das pesquisas envolvendo outras espécies de plantas e outras áreas de estudos.

### Agradecimentos

Agradecemos a dois revisores anônimos as valiosas sugestões que contribuíram para o aprimoramento do manuscrito, a Vitor O. Becker pela identificação dos adultos de Lepidoptera, à CAPES pelo financiamento da primeira autora, ao CNPq, FAPDF, UnB e FINATEC pelo financiamento do projeto em várias etapas e a vários estudantes de Biologia da UnB na coleta e criação das lagartas.

### Referências

- Andrade, I., I.R. Diniz & H.C. Morais. 1995. A lagarta de *Cerconota achatina* (Oecophoridae: Stenomatinae): Biologia e ocorrência em plantas hospedeiras do gênero *Byrsonima* (Malpighiaceae). Rev. Bras. Zool. 12: 735-741.
- Auerbach, M.J. & D.R. Strong. 1981. Nutritional ecology of *Heliconia* herbivores: Experiments with plant fertilization and alternative hosts. Ecol. Monogr. 51: 63-83.
- Barone, J.A. 1998. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. J. Anim. Ecol. 67: 400-409.
- Basset, Y. 1992. Host specificity of arboreal and free-living insect herbivores in rain forests. Biol. J. Linn. Soc. 47: 115-133.
- Basset, Y. 1996. Local communities of arboreal herbivores in Papua New Guinea: Predictors of insect variables. Ecology 77: 1909-1916.
- Basset, Y. & V. Novotny. 1999. Species diversity of insect herbivores on *Ficus* spp. in Papua New Guinea. Biol. J. Linn. Soc. 67: 477-499.
- Bendicho-López, A. & I.R. Diniz. 2004. Life history and immature stages of *Chlamydastis platyspora* (Elachistidae). J. Lepid. Soc. 58: 91-95.
- Bendicho-López, A., I.R. Diniz & J.D. Hay. 2003. Abundance of *Chlamydastis platyspora* (Elachistidae: Stenomatinae) on its host plant *Roupala montana* Aubl. (Proteaceae) in relation to leaf phenology. J. Lepid. Soc. 57: 659-680.
- Braithwaite, R.W. 1991. Australia's unique biota: implications for ecological processes, p.3-10. In P.A. Werner (ed.), Savanna ecology and management Australia perspectives and intercontinental comparisons. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 324p.
- Breedlove, D.E. & P.R. Ehrlich 1972. Coevolution: Patterns of legume predation by a lycaenid butterfly. Oecologia 10: 99-104.
- Brown K.S. & O.H.H. Mielke. 1967. Lepidoptera of the central Brazil plateau. I. Preliminary list of Rhopalocera: Lycaenidae, Pieridae, Papilionidae, Hesperidae. J. Lepid. Soc. 21: 145-168.
- Camargo, A.J.A. & V.O. Becker. 1999. Satuniidae (Lepidoptera) from the Brazilian cerrado: Composition and biogeographic relationships. Biotropica 31: 696-705.
- Cates, R.G. 1980. Feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores: The effect of resource abundance and plant chemistry. Oecologia 46: 22-31.
- Cavalcanti, T.B. & A.E. Ramos. 2001. Flora do Distrito Federal, Brasil. v. 1. Brasília, EMBRAPA, 359p.
- Coley, P.D. & J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. Ann. Rev. Ecol. Syst. 27: 305-335.
- Corrêa, M.P. 1984. Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. Rio de Janeiro, Imprensa Nacional. v. 2 e 3, 108 e 296p.
- Denlinger, D.L. 1980. Seasonal and annual variation of insect abundance in the Nairobi National Park, Kenya. Biotropica 12: 100-106.
- Diniz, I.R. & H.C. Morais. 1997. Lepidopteran caterpillar fauna of cerrado host plants. Biod. Conserv. 6: 817-836.
- Diniz, I.R., H.C. Morais. & A.A. Camargo. 2001. Host plants of lepidopteran caterpillars in the cerrado of the Distrito Federal, Brazil. Rev. Bras. Entomol. 45: 107-122.
- Diniz, I.R., H.C. Morais, A.M.F. Botelho, F. Venturoli & B.C. Cabral. 1999. Lepidopteran caterpillar fauna on lactiferous host plants in the central Brazilian cerrado. Rev. Bras. Biol. 59: 627-635.
- Eiten, G. 1984. Vegetation of Brasilia. Phytocoenologia 12: 271-291.
- Ernest, K.A. 1989. Insect herbivory on a tropical understory tree: Effects of leaf age and habitat. Biotropica 21: 194-199.
- Felfili, J.M.F. & M.M. Abreu. 1999. Regeneração natural de *Roupala montana* Aubl., *Piptocarpha macropoda* Back. e *Persea fusca* Mez. em quatro condições ambientais na mata de galeria do Gama-DF. Cerne 5: 125-132.
- Franco, A.C. 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. Plant Ecol. 136: 69-76.
- Futuyma, D.J. 1976. Food plant specialization and environmental predictability in Lepidoptera. Amer. Nat. 110: 285-292.
- Glasser, J.W. 1984. Evolution of efficiencies and strategies of resource exploitation. Ecology 65: 1570-1578.
- Hopkins, G.W. & J. Memmott. 2003. Seasonality of a tropical leaf-meaning moth: Leaf availability versus enemy-free space. Ecol. Entom. 28: 687-693.
- Janzen, D.H. 1984. How to be a tropical big moth. Oxford Surv. Evol. Biol. 1: 85-140.
- Janzen, D.H. 1988. Ecological characterization of a Costa Rican dry forest caterpillar fauna. Biotropica 20: 120-135.
- Janzen, D.H. 1993. Caterpillar seasonality in a Costa Rican dry forest. p.448-477. In N.E. Stamp & T.M. Casey (eds.) Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging. New York, Chapman and Hall, 523p.

- Joly, A.B. 1993. Botânica: Introdução à taxonomia vegetal. 11<sup>o</sup> ed. São Paulo, Ed. Nacional, 777p.
- Jordano, D., H.J. Fernández & J. Rodríguez. 1990. The history of *Tomares ballus* (Fabricius 1787) (Lepidoptera: Lycaenidae): Phenology and host plant use in southern Spain. J. Res. Lepid. 28: 112-122.
- Lawton, J.H. 1986. The effect of parasitoids on phytophagous insect communities. p.265-287. In J. Waage & D. Geathead (eds.), Insect parasitoids. London, Academic Press, 347p.
- Lawton, J.H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. Ann. Rev. Entomol. 28: 23-39.
- Lopes, B.C. 1995. Treehoppers (Homoptera: Membracidae) in southeastern Brazil: Use of host plants. Rev. Bras. Zool. 12: 595-608.
- Marini-Filho, O.J. 2000. Distance-limited recolonization of burned Cerrado by leaf-miners and galls in central Brazil. Environ. Entomol. 29: 901-906.
- Marquis, R.J., H.C. Morais & I.R. Diniz. 2002. Interactions among cerrado plants and their herbivores: Unique or typical? p.306-328. In P.S. Oliveira & R.J. Marquis (eds.), The cerrado of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna. New York, Columbia University Press, 398p.
- Martins, R.P. & M.S. Barbeitos. 2000. Adaptações de insetos e mudanças no ambiente: Ecologia e evolução da diapausa p.149-192. In R.P. Martins, T.M. Lewinsohn & M.S. Barbeitos (eds), Ecologia e comportamento de insetos. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII, Rio de Janeiro, PPGE-UFRJ, 278p.
- Mendonça, R.C., J.M. Felfili, B.M.T. Walter, M.C. da Silva Jr., A.V. Rezende, T. Filgueiras & P.E. Nogueira. 1998. Flora vascular do cerrado, p.290-456. In S.M. Sano & S.P. Almeida (eds.), Cerrado: Ambiente e flora. Planaltina, EMBRAPA, 556p.
- Morais, H.C., I.R. Diniz & D.M.S. Silva. 1999. Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. Rev. Biol. Trop. 74: 1025-1033.
- Morais, H.C., I.R. Diniz & J.R. Silva. 1996. Larvas de *Siderone marthesia nemesis* (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae) em um cerrado de Brasília. Rev. Bras. Zool. 13: 351-356.
- Morais, H.C., I.R. Diniz & L. Baumgarten. 1995. Padrões de produção de folhas e sua utilização por larvas de Lepidoptera em um cerrado de Brasília. Rev. Bras. Bot. 18: 163-170.
- Moran, V.C., J.H. Hoffmann, F.A.C. Impson & J.F.G. Jenkins. 1994. Herbivorous insect species in the tree canopy of a relict South African forest. Ecol. Entomol. 19: 147-154.
- Novotny, V., Y. Basset, S.E. Miller, G.D. Weiblen, B. Bremer, L. Cizek & P. Drozd. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. Nature 416: 841-844.
- Odegaard, F. 2000. The relative importance of trees versus lianas as hosts for phytophagous beetles (Coleoptera) in tropical forests. J. Biogeog. 27: 283-296.
- Odegaard, F., O.H. Diserud, S. Engen & K. Aagaard. 2000. The magnitude of local host specificity for phytophagous insects and its implications for estimates of global species richness. Conserv. Biol. 14: 1182-1186.
- Oliveira-Filho, A.T. & J. Ratter. 2002. The woody vegetation and the Cerrado Physionomies, p.91-120. In P.S. Oliveira & R.J. Marquis (eds.), The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical savanna. Irvington, Columbia University Press, 398p.
- Pielou, E.C. 1979. Biogeography. New York, John Wiley John & Sons, 351p.
- Price, P.W., I.R. Diniz, H.C. Morais & E.S.A. Marques. 1995. The abundance of insect herbivore species in the tropics: High local richness of rare species. Biotropica 27: 468-478.
- Ratter, J.A. 1986. Notas sobre a vegetação da Fazenda Água Limpa (Brasília, DF). Textos Universitários Nº 3, Brasília, Editora UnB, 135 p.
- Ratter, J.A., S. Bridgewater, J.F. Ribeiro, T.A. Borges & M.R. da Silva. 2000. Estudo preliminar da distribuição das espécies lenhosas da fitofisionomia cerrado sentido restrito nos estados compreendidos pelo bioma Cerrado. Bol. Herb. Ezechias Paulo Heringer 5: 5-43.
- Slansky Jr., F. 1976. Phagism relationships among butterflies. J. New York Entomol. Soc. 84: 91-105.
- Smith, D.R. 1995. Rediscovery of *Corynophilus pumilus* (Klug), and a new genus and two species of Symphyta from South America (Hymenoptera: Pergidae & Xiphydriidae). Rev. Bras. Entomol. 39: 161-170.
- Straw, N.A. & A.R. Ludlow. 1994. Small-scale dynamics and insects diversity on plants. Oikos 71: 188-192.
- Summerville, K.S., T.O. Crist, J.K. Kahn & J.C. Gering. 2003. Community structure of arboreal caterpillars within and among four tree species of the eastern deciduous forest. Ecol. Entomol. 28: 747-757.
- Thompson, J.N. 1983. Selection pressures on phytophagous insects feeding on small host plant. Oikos 40: 438-444.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: Why? Ann. Rev. Ecol. Syst. 19: 1-18.

Received 11/IV/05. Accepted 12/XI/05.